Die Lautäußerungen der Bartmeise, *Panurus biarmicus*, als Informationssystem

Von

RENATE VAN DEN ELZEN, Bonn

Herrn Prof. Dr. M. Eisentraut anläßlich seines 75. Geburtstages gewidmet.

Lautäußerungen sind als Kommunikationsmittel für Bartmeisen besonders wichtig, da sie ausgedehnte, dichte Schilfbestände von Feuchtgebieten bewohnen. Sie leben immer gesellig: im Sommer in Brutgemeinschaften, im Winter in Schwärmen. Auch Jungvögel schließen sich zu Gruppen zusammen. Individuen stehen miteinander in ständigem Rufkontakt.

Angaben über Bartmeisenlaute aus der Literatur sind lückenhaft und teilweise sehr widersprüchlich (Christoleit 1925, Seitz 1943, Stadler 1953). Den ausführlichen Beschreibungen von Koenig (1951) und Feindt und Jung (1968) liegen keine Sonagramme zugrunde. Bereits Koenig (1951) verweist aber auf die „weite Skala sicherlich sehr feiner Nuancierungen", mit der die Vögel Rufe variieren und damit einer neuen Situation anpassen können.

Ziel dieser Arbeit ist, die Rufe und ihre Varianten im Sonagramm darzustellen und das darin enthaltene Informationssystem zu analysieren.

Material und Methode

Die Laute wurden mit einem Uher Report 4000 IC und dem Mikrophon AKG D 190 C aufgezeichnet und als Klangspektrogramme in wide (Filterbreite 150 und 300 Hz) und als Intensity Contour Display dargestellt. (Das Intensity Contour Display gibt Aufschluß über die Verteilung des Schalldruckes innerhalb des Rufes: Schalldruckmaxima erscheinen als dunkelste Stellen, gleiche Graustufen kennzeichnen Frequenzbereiche mit gleicher Schalldruckverteilung in Abstufung von — 6 dB).

Die Untersuchungen habe ich 1970–71 am Neusiedlersee und 1974–76 in der Camargue durchgeführt, ergänzende Beobachtungen an Vögeln in Volieren vorgenommen. Die Lautentwicklung habe ich an Gefangenschaftsbruten studiert und im Freiland ergänzt, Playback-Experimente hauptsächlich an gekäfigten, isolierten Tieren durchgeführt.

Für ihre freundliche Unterstützung möchte ich Dr. E. Coulet, Réserve Nationale de Camargue, Arles, Dr. L. Hoffmann, Station Biologique de la Tour du Valat, Frankreich, Prof. W. Graf, Institut für Schall- und Kommunikationsforschung, Wien, und Prof. H. Schneider, Universität Bonn, sehr herzlich danken.

Das Vokabular der Altvögel

Das Vokabular besteht aus 8 Rufen, die alle in Tonhöhe und/oder Ruflänge variierbar sind, sowie einer Gesangstrophe.

1. Kontaktrufe. Bartmeisen besitzen drei Kontaktrufe. Einen Stimmfühlungsruf bringen Bartmeisen bei der Nahrungssuche, sobald sie sich im Schilf schlüpfend fortbewegen. Er klingt wie ein gequetschtes „dä" oder „djä" (Abb. 1 und 2: SN). Er ist sehr leise und kann auch bei Windstille nur über wenige Meter gehört werden. Die Trägerfrequenz liegt bei 2,5—3 kHz, die Ruflänge beträgt 40—150 ms. Individuelle Unterschiede in Dauer und Frequenzlage (Abb. 3) ließen sich statistisch nicht bewerten. Die Rufe werden kontinuierlich in Abständen von 300—500 ms geäußert. Fließende Übergänge in den Distanzruf sind möglich (Abb. 4).

Mit diesem Ruf stehen Bartmeisen am häufigsten in stimmlichem Kontakt zueinander, ♂ äußern ihn auch, wenn sie sich allein im Schilf fortbewegen, ♀ sind weniger ruffreudig. SN werden häufiger außerhalb des Brutareals geäußert. Ein Zusammenhang mit der Nahrungssuche besteht nur insofern, als Bartmeisen, während sie laufen, nach Futter picken. Mit abklingender Bewegungsaktivität werden die Rufabstände länger, der zweite Stimmfühlungsruf (Antwortruf) tritt häufiger auf. Bei Voliereninsassen blieb die Zahl der Rufe/Minute vor und nach einer Fütterung gleich. Da Bartmeisen sich zur Nahrungssuche hauptsächlich in den bodennahen Schichten des Schilfes aufhalten, ist er am häufigsten dort zu hören. Ein einziges Mal konnte ich ihn während des Fluges vernehmen. Der Ruf ist allerdings so leise, daß man ihn leicht überhören kann. Im Winter halten Schwarmmitglieder auch im obersten Schilfbereich, wenn sie die Schilffahnen ausklauben, mit diesem Ruf Stimmfühlung. Feindt und Jung (1968) vernahmen ihn, als Altvögel ihre Jungen vom Brutareal ins Nahrungsgebiet führten.

2. Drohrufe sind bei Bartmeisen selten zu hören. Sie unterscheiden sich im Aufbau nicht von SN, ihre Rufdauer ist jedoch immer länger als 150 ms. Sie treten hauptsächlich bei Streitigkeiten während der Nahrungssuche auf, paarungsunwillige ♀ weisen mit diesem Ruf balzende ♂ ab (ohne Abb.).

3. Antwortrufe. Ein zweiter Stimmfühlungsruf (Abb. 1 und 2: A) wird sowohl im Nahrungs- als auch im Brutgebiet gebracht. Er klingt hell „di" und ist ebenfalls sehr leise. Seine Trägerfrequenz liegt zw. 3–5 kHz, die Ruflänge schwankt um 40 ms, sie ist individuell verschieden. Antwortrufe sind neben den SN-Rufen die nuancenreichsten Laute. Fließende Übergänge zum SN-Ruf und Distanzruf treten auf. Sie werden überwiegend einzeln geäußert.

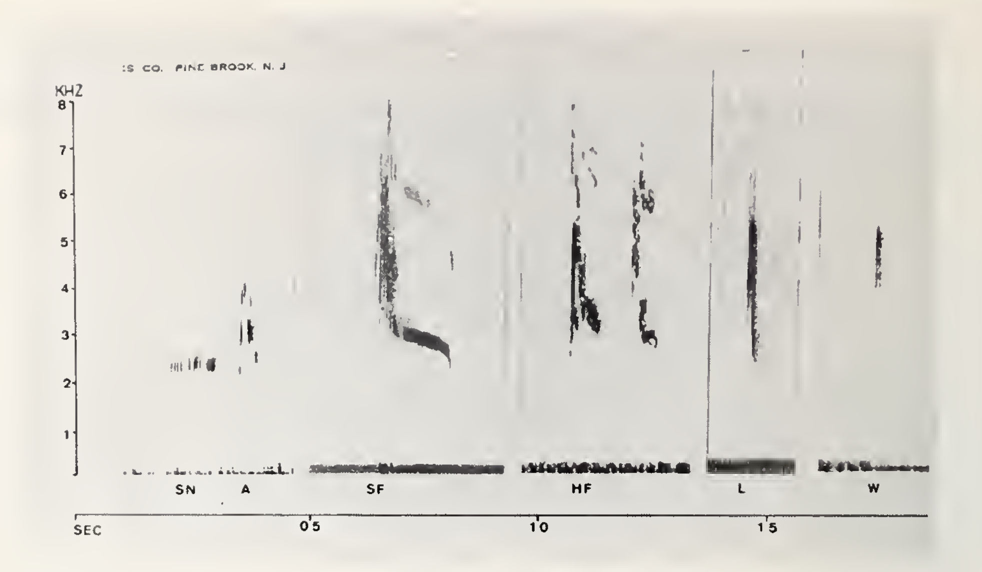


Abb. 1: Die sechs häufigsten Bartmeisenrufe. SN, A: Stimmfühlungsrufe, SF: Distanzruf, HF: Höhenflugrufe, L: Lockruf, W: Alarmruf. (Rufe verschiedener Individuen.)

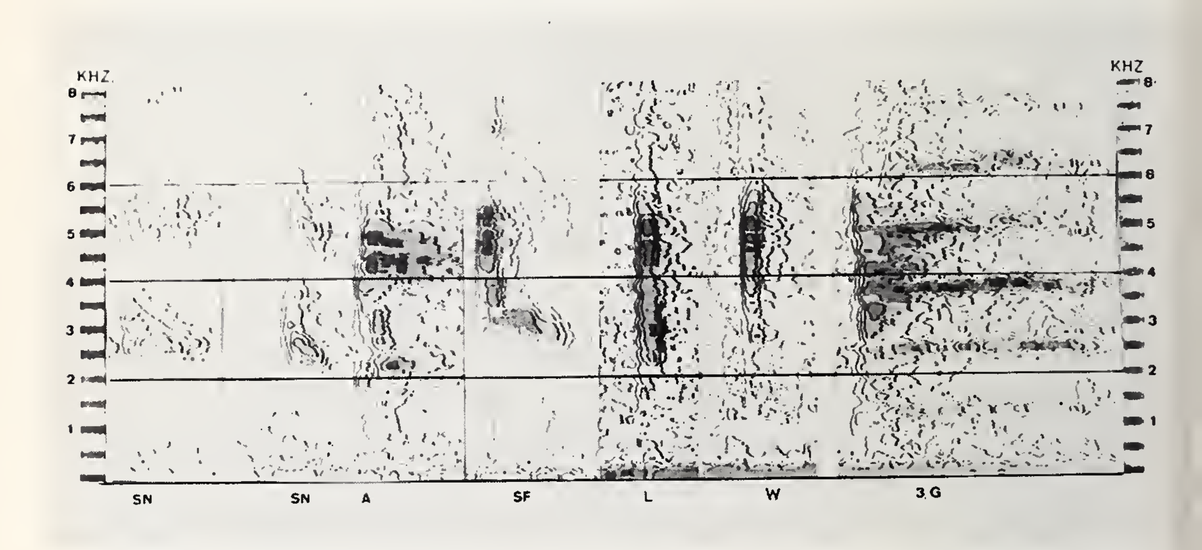


Abb. 2: Darstellung der Kontaktrufe (SN, A und SF) wie des Lockrufes, Warnrufes und des letzten Elementes der Gesangsstrophe im Intensity Contour Display. Die dunklen Stellen markieren betonte Frequenzen.

Antwortrufe sind partnerbezogen und bewirken eine Zuwendung zum Rufer. Bei der Nahrungssuche „duettieren" Bartmeisen. Zeitweilig antwortet ein Tier (meistens das ♀) mit diesem Ruf auf den SN des Partners oder der Gruppe (Abb. 1: SN–A). In Ruhephasen wird nur mit diesem Ruf Stimmfühlung gehalten. Er wird bei der Brutablösung, Kontaktaufnahme mit

Nestlingen und Aufnahme von Körperkontakt mit dem Partner (soziale Gefiederpflege, Rasten etc.) geäußert. Playbacks beantworten Volierenvögel gleich häufig mit allen drei Kontaktrufen, während vorgespielte „dä"-Rufe bevorzugt mit Stimmfühlungsrufen beantwortet werden.

Feindt und Jung (1968) fassen ihn mit dem Distanz- und Warnruf zum „Artruf schlechthin" zusammen. Koenig (1951) deutet ihn als einen nicht auf Gefahr gerichteten Alarmruf. Dies ist insofern richtig, als Bartmeisen mit diesem Ruf die Aufmerksamkeit eines oder mehrerer Individuen wecken wollen.

4. Distanzrufe sind die lautesten und daher auch bestbekannten Bartmeisenrufe (Abb. 1 und 2: SF; 8, 9, 10, 12). Sie klingen je nach Erregungsgrad und Stimmung des Vogels weicher „tschü" oder hell „tschi" und werden einzeln oder in unregelmäßigen Abständen 3–7 × hintereinander gerufen. Ihr Frequenzbereich erstreckt sich von 2,5–7 kHz. Die Mittenfrequenzen des getrillerten ersten Teiles liegen um 3,5–4,5 kHz oder bei 4,5–6 kHz. Die Mittenfrequenzen des Langteils liegen konstant zw. 2,5–3 kHz. Die Ruflänge beträgt 250—450 ms und kann stark geändert werden.

Rufe mit gedehntem und betontem Langteil bringen Vögel, die den Partner verloren haben. Distanzrufe mit verkürztem Langteil und Schalldruckmaxima im hohen Frequenzbereich zeigen steigende Erregung und Abflugbereitschaft an. Helle „tschi"-Rufe werden nach dem Abflug geäußert, Bartmeisen mit Landeabsicht wechseln „tschi"- und „tschü"-Rufe ab, nach dem Einfallen rufen sie nur mehr „tschü". ♀ rufen weniger als ♂, in einem Schwarm zeichnen sich einige ♂ stets durch besonders intensives Rufen aus. Daneben haben Distanzrufe auch gewisse ortende Funktionen. Bartmeisen besitzen kein Revier, sie verteidigen nicht einmal den engeren Nestbereich. Jeden Morgen und Abend aber rufen Mitglieder einer Brut- bzw. einer Schlafgemeinschaft im Winter einander von konstant eingehaltenen Rufwarten. Diese „Hallorufe" (Koenig 1951) bewirken nicht nur den Zusammenhalt der Gemeinschaft, sie informieren gleichzeitig über die räumliche Verteilung ihrer Mitglieder und deren An- oder Abwesenheit. Feindt und Jung (1968) schreiben dem „Artruf" die Funktion der Stimmfühlung, Orientierung und des Warnens zu.

5. Höhenflugrufe. Eine Sonderform des Distanzrufes ist als „Höhenflugruf" bereits in die Literatur eingegangen (Abb. 1: HF). In den Herbstmonaten steigen Gruppen von Bartmeisen in den Morgenstunden sonniger, windstiller Tage unter lautem Rufen in große Höhen auf, um gemeinsam abzufliegen. Dieses Höhenflugverhalten ist „Ausdruck einer Zugunruhe" (Feindt und Jung 1968). Die dieses Verhalten begleitenden Rufe sind besonders laute, hochfrequente und kurze Distanzrufe. Sie klingen hart „tschin". Besonders vor dem Abflug werden sie in sehr rascher Aufeinanderfolge ausgestoßen: sie signalisieren die Bereitschaft über große Entfernun-

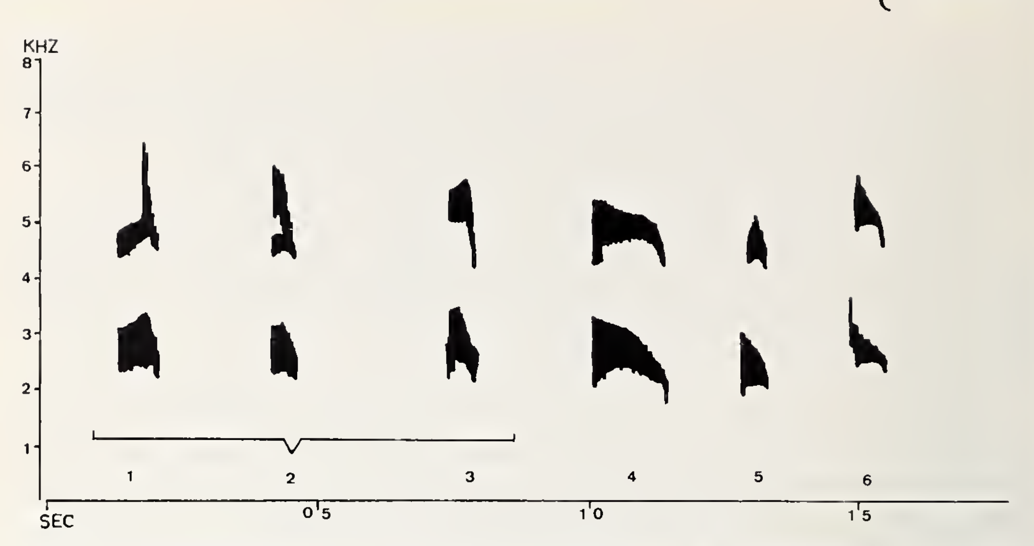


Abb. 3: Intraindividuelle (1–3) und interindividuelle (4–6) Unterschiede im Stimmfühlungsruf (SN).

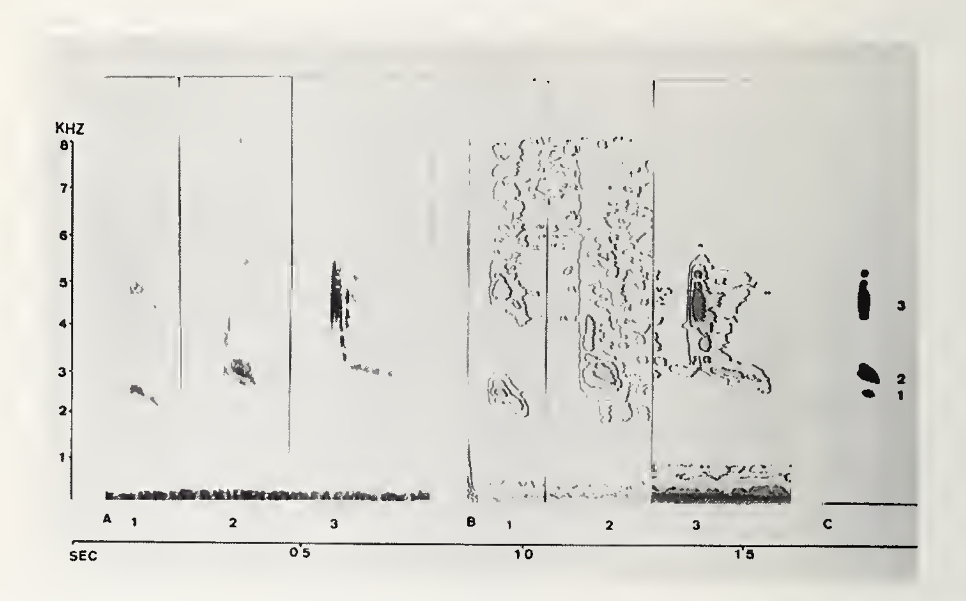


Abb. 4: Übergang vom Stimmfühlungsruf (1) zum Distanzruf (3). A: Sonagramm, B: Intensity Contour Display. C: Schematische Darstellung der Verlagerung betonter Frequenzen. (Rufe verschiedener Individuen.)

gen und in großer Höhe zu fliegen (Bartmeisen fliegen sonst nur knapp über der Vegetationsdecke).

6. Lockrufe (Abb. 1 und 2: L) sind kurze Rufe (10 ms). Sie erstrecken sich über einen weiten Frequenzbereich (2,5–7 kHz), ihr Energiemaximum liegt zwischen 6–7 kHz. Sie klingen hell „di" wie Antwortrufe, sind aber kürzer und einfacher gebaut (nicht getrillert). Sie werden auch stets als Reihen (5–15 Rufe/s) geäußert (van den Elzen 1974). Lockrufreihen

treten bei allen Tätigkeiten am Nest auf: ♂ bringen sie beim Nistplatz-Zeigen, ♀♂ beim Nestbau, beim Wenden des Geleges und beim Hudern. Daneben ertönen sie aber auch beim Aufsuchen von Schlaf- und Rastplätzen.

7. Alarmrufe. Bartmeisen haben nur einen einzigen Warnruf (Abb. 1 und 2: W), der im Aufbau den Bodenalarmrufen anderer Singvögel entspricht (Marler 1961). Alarmrufe informieren über die Anwesenheit eines Feindes oder einer Gefahrensituation und deren Standort. Sie sind mit 10 ms die kürzesten Bartmeisenrufe, ihr Tonumfang reicht von 2,5–5 kHz. Der Alarmruf gleicht in Ruflänge und Aufbau dem Lockruf, wird aber lauter und weniger schnell gereiht geäußert. Er ist am besten mit „tik" („tsik" Koenig 1951, „pik oder zik" Feindt und Jung 1968) wiederzugeben. Schlägt ein Tier Alarm, erscheinen alle sich in der Nähe aufhaltenden Bartmeisen beim Rufer. Mit steigender Erregung (Annäherung des Feindes) nimmt die Zahl der Rufe/s von 1 auf 5 zu (Abb. 11); starke Erregung ist sichtbar am glatt angelegten Gefieder und häufigen Schwanzzucken. Bei Abklingen der Gefahrensituation sinkt die Rufzahl; der Alarmruf wird nicht mehr gereiht, sondern einzeln ausgestoßen und klingt weicher „tük". Bodenfeinde werden in sicherer Entfernung verfolgt. Luftfeindalarm bei Annäherung von Rohrweihen oder Sperbern konnte ich nie hören, Verluste durch Greife sind aber nachgewiesen (Beringungszentrale Arnhem, NL).

8. Angstschrei. Gegriffene Bartmeisen stoßen schrille, langgezogene, leicht getrillerte Schreie aus (ohne Abb.). Diese liegen im Frequenzbereich von 6–8 kHz, ihre Rufdauer liegt bei 350–400 ms. Eine Reaktion auf den Angstschrei konnte ich nur von meinem Zucht-♀ beobachten, das mich tätlich angriff, als einer der Nestlinge bei einer Kontrolle zu schreien begann.

9. Gesang. Neben den Rufen spielt in der sozialen Struktur einer Bartmeisengesellschaft der Gesang der ♂ eine wesentliche Rolle (Spitzer und Wichtl, 1970). Er besteht aus 3–5 Elementen, die in einer bestimmten Abfolge in unterschiedlichen Zeitabständen auftreten (Abb. 5). Sie gleichen im Aufbau Kontaktrufen und lassen sich von ihnen herleiten (van den Elzen, in Vorb.). Das letzte Element ist interindividuell sehr unterschiedlich ausgebildet. In mehreren Frequenzbändern erstreckt es sich über 450 bis 560 ms. Der Energieschwerpunkt liegt bei der Camarguepopulation zwischen 4–5 kHz; bei Strophen aus dem Neusiedlerseegebiet sind alle Frequenzbänder von 3,5–6 kHz gleichmäßig betont, ein Unterton ist bei 1 kHz ausgebildet. Könnte man Bartmeisengesang aus Neusiedl am besten mit einem vollen „tschin-dschik-tschrää" umschreiben, klingt er in der Camargue dünn „tschin-tik (tschi)-tschiüü". Die Ausdrucksbewegungen beim Singen (Pupillenverengung, Schnabelsenken) scheinen dabei genauso wichtig zu sein, wie die Gesangselemente selbst. Playbacks von Gesangsstrophen be-

achteten weder gekäfigte noch freie Artgenossen, genausowenig wie optische Attrappen.

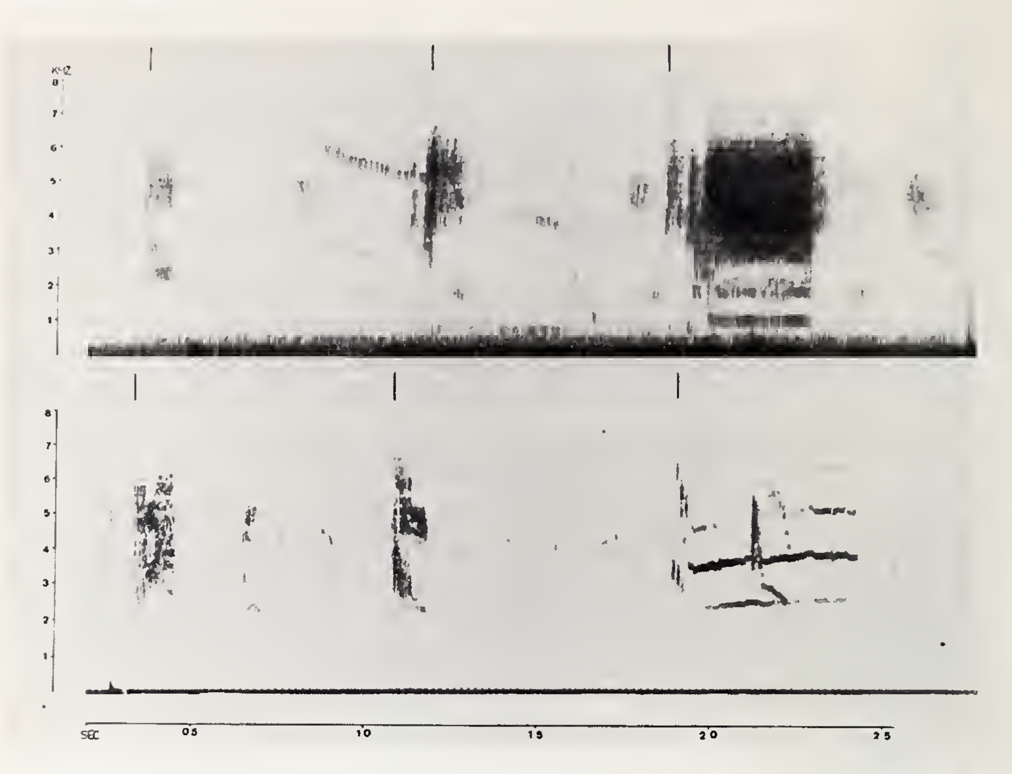


Abb. 5: Dreiteilige Gesangsstrophe: 1. Zeile ♂ vom Neusiedlersee, 2. Zeile aus der Camargue. Die einzelnen Gesangselemente sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Nach der funktionellen Definition von Thielcke (1970) steht der Gesang in Zusammenhang mit Revierverteidigung, ♀-Anlocken, Paarzusammenhalt, sowie Stimulation und Synchronisation des Brutablaufes. Bartmeisen verteidigen keine Reviere (für diese Funktion wäre der Gesang auch viel zu leise), sie singen sogar mitten im Brutareal ihrer Nachbarn. Die Verpaarung findet schon wenige Wochen nach dem Ausfliegen (Jugendverlobung, Koenig 1951, van den Elzen 1977) vor der Ausbildung des eigentlichen Gesanges statt. Bartmeisen singen unabhängig vom Gonadenzustand das ganze Jahr über. Der Gesang hat, wie bei manchen Prachtfinken (Immelmann 1968), die Funktion eines Stimmfühlungsrufes übernommen. Bei der Verschiedenheit in der Ausbildung der einzelnen Elemente, die bei einem Individuum zeitlebens gleich bleiben, ist es denkbar, daß der Gesang dem Erkennen bzw. Kennenlernen von Individuen dient.

Das Vokabular der Jungvögel

1. Kontaktrufe. Bartmeisenküken rufen sofort nach dem Schlüpfen. Die „i" oder „ü" klingenden Rufe sind überaus leise und erst ab dem 4. Lebenstag im Sonagramm abzubilden (Abb. 6 und 7). Sie liegen bei 3,5 bis 5,5 kHz und dauern 50–60 ms. Sie stehen nicht in Zusammenhang mit dem Sperren; Vögel sperren in diesem Alter noch spontan, ungerichtet und stumm.

2. Bettelrufe. Etwa um den 6. Tag differenziert sich ein zweiter Ruf. Neben rein klingenden „di"- und „dü"-Rufen treten heisere, auf- und absteigende „iji"-Laute auf. Am 9. Tag sind die Unterschiede zwischen Bettel- und Kontaktruf deutlich ausgebildet (Abb. 7, 3. Zeile). (Nestlinge einer Gefangenschaftsbrut bettelten infolge des übergroßen Nahrungsangebotes fast gar nicht, brachten aber die Kontaktrufe ebenso häufig wie Nestlinge im Freiland). Am 10. Lebenstag sind Warnruf und Distanzruf voll entwickelt: bei Störungen sind die Nestlinge jetzt in der Lage, das Nest vorübergehend zu verlassen. Den SN habe ich bei unselbständigen Jungvögeln nie vernommen.

Vom 10.–20. Lebenstag sind Bettelrufe am lautesten. Mit drei bis vier Wochen werden die Juv. ins Nahrungsgebiet geführt, der Bettellaut verschwindet allmählich.

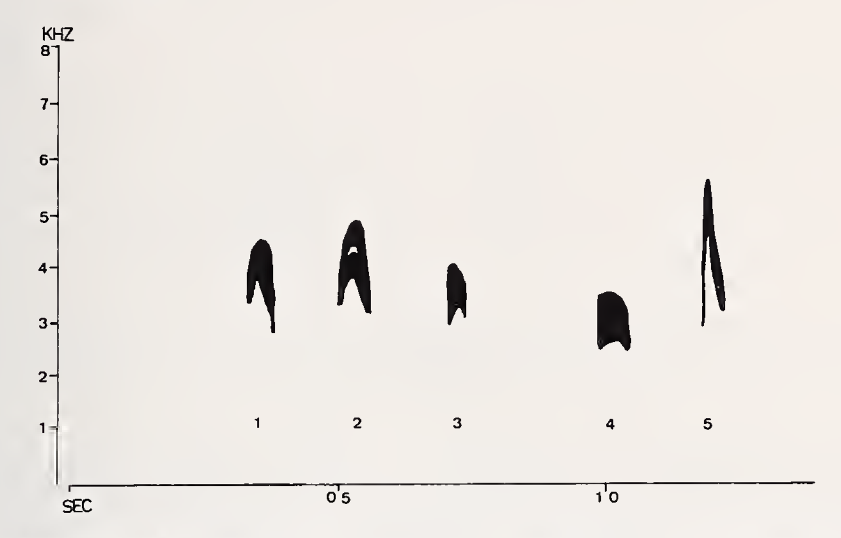


Abb. 6: Verschiedene Kontaktlaute von 4tägigen Nestlingen (1–3) und selbständigen Juvenilen (4–5).

Bettelrufe treten bei Altvögeln im Fortpflanzungsverhalten auf, und zwar beim Nestbau und als Kopulationsruf („Intensives Locken", van den Elzen 1974). Die Verwendung von jugendspezifischen Lauten und Verhaltensmustern im Balzverhalten ist auch von anderen Singvögeln bekannt.

3. Subsong. Im Alter von 3–4 Wochen beginnen die jungen ♂ erstmals mit dem Jugendgesang, der nach Vollendung der Mauser seine endgültige Form erreicht (van den Elzen, in Vorb.).

Distanzrufe als individuelles Erkennungsmerkmal

Beer (1970) nennt drei Möglichkeiten festzustellen, ob Vögel einander persönlich an der Stimme erkennen:

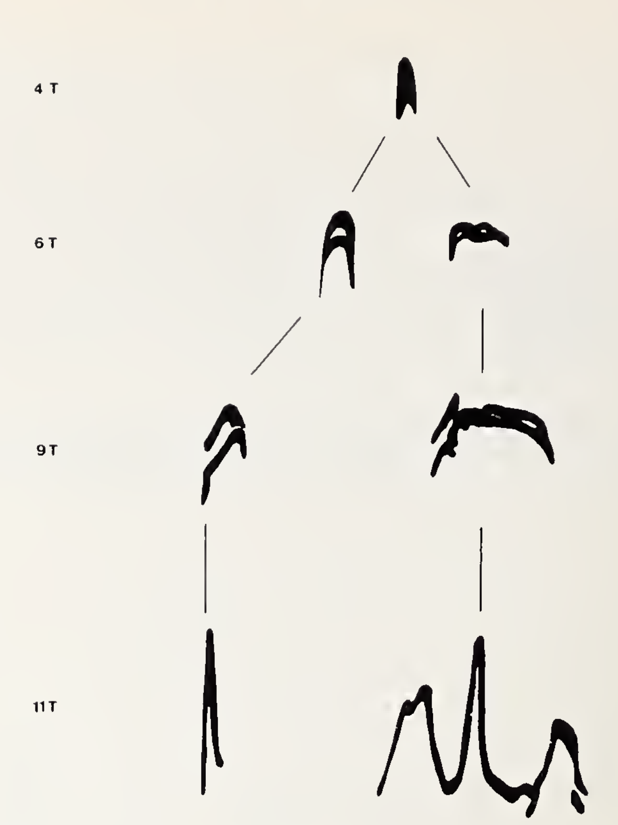


Abb. 7: Lautentwicklung der Kontaktrufe (linke Spalte) und Bettelrufe (rechte Spalte).

1. Freilandbeobachtungen. Schon Koenig (1951) folgert aus Beobachtungen wie ♂ weggefangene ♀ rufen, daß Bartmeisen einander persönlich an der Stimme erkennen. Da die Gefiederzeichnung wegen des uneinsehbaren Lebensraumes als Erkennungsmerkmal kaum in Frage kommt, hat die Annahme, daß Rufe diese Funktion übernommen haben, vieles für sich. Als Lautäußerung bieten sich die partnerbezogenen Kontaktrufe an.

2. Unterschiede in der Reaktion auf vorgespielte Rufe bekannter bzw. unbekannter Individuen. Für Playbacks erwiesen sich Distanzrufe geeignet, da Bartmeisen diese Rufe jederzeit und sofort beantworten. Allerdings antworten Einzeltiere auf Rufe von bekannten und unbekannten Individuen gleich häufig (5 Individuen wurden je 10 Serien von 5 Rufen successiv dargeboten). Keines der isolierten Versuchstiere reagierte aber öfter als mit einem Ruf auf seine eigene Rufserie.

3. Vergleiche der Darstellungen von Rufen verschiedener Individuen. Um für Vergleichszwecke möglichst klare und in gleicher Stimmung abgegebene Rufe zu erhalten, habe ich die Tiere einzeln oder

paarweise in einem hallarmen Raum (einem Terrarium von 40×40×60 cm, ausgekleidet mit 2 cm dickem Schaumgummi) gehalten.

Ein Vergleich der Sonagramme verschiedener Individuen (je 5 Sonagramme von 5 Individuen) zeigt Unterschiede in der gesamten Ruflänge, im Verteilungsmuster der Frequenzen im Kurzteil und Langteil des Rufes (Abb. 8). Dagegen stimmen Rufe eines Individuums in diesen Merkmalen auch nach längerer Zeit überein (Abb. 9 und 10). Unterschiede in der Gesamtruflänge und in Dauer und Frequenzverlauf des Langteils zwischen Individuen erweisen sich als nicht signifikant. Unter experimentellen Bedingungen blieb die Dauer des Langteils bei jedem Individuum zwar gleich, bei freilebenden Bartmeisen verkürzt er sich aber vor dem Abflug (vgl. Höhenflugrufe) und sein Winkel steigt an. Da dieser Teil des Rufes also bereits Informationen enthält, ist es nicht wahrscheinlich, daß an der gleichen Stelle auch noch Informationen für persönliches Erkennen enthalten sind.

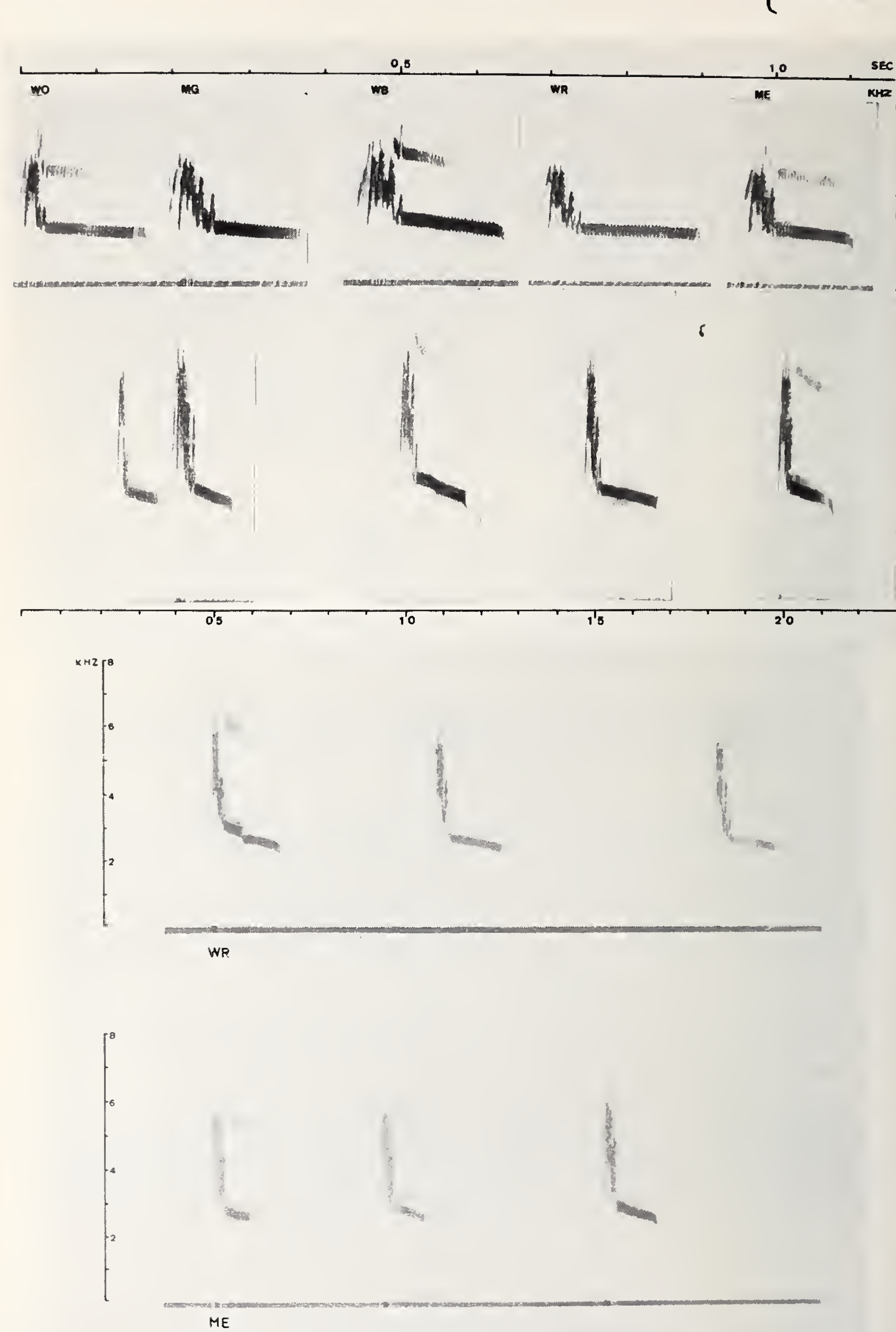
Der Tonumfang des Kurzteils schwankt ebenfalls intraindividuell, konstant blieb aber der relative Frequenzverlauf, d. h. die Abstände von Frequenzmaxima und -minima zueinander. Um dieses Frequenzmuster zahlenmäßig zu erfassen, habe ich den Frequenzverlauf gemessen, die Mittelwerte der Frequenzmaxima und -minima sowie die Differenzen zwischen den einzelnen Frequenzspitzen der Rufe jedes Tieres errechnet und im χ^2-Test gegeneinander geprüft ($\bar{x}$ aus 5 Distanzrufen von 5 Individuen).

Signifikante Unterschiede *) ($p > 0{,}01$) treten erst ab dem 3. Frequenzhub auf. Um genau festzustellen, an welcher Stelle sich welche Individuen voneinander unterscheiden, wurden die einzelnen Werte in t-Tests gegeneinander geprüft. Mit Ausnahme der Rufe der beiden ♂ (MG und ME) zeigten sich die Frequenzverläufe an wenigstens einer Stelle signifikant ($p > 0{,}01$) [1]) verschieden: Ruf von ♂ G von Ruf ♀ B an 3 Stellen = MG/WB 3 ×, WB/WO 5 ×, WB/ME 3 ×, WB/WR 1 ×, WO/MG 4 ×, MG/ME 0 ×, MG/WR 1 ×, WO/ME 5 ×, WO/WR 1 ×, ME/WR 1 ×. Alle Individuen unterscheiden sich in der Dauer des Kurzteils signifikant voneinander ($p > 0{,}01$) [1]) bei ME sind außerdem 4 gegenüber 6 (MG) Triller vorhanden (Abb. 8). Ob Bartmeisen ihre Rufe wirklich an diesen gemessenen Parametern voneinander unterscheiden muß dahingestellt bleiben; ich habe bisher keine Dressurversuche mit synthetischen Rufen durchgeführt.

Vögel besitzen ein besseres zeitliches Auflösungsvermögen als der Mensch, daher ist es möglich, daß sie Frequenzsprünge/Zeiteinheit deutlich unterscheiden können. In Alarmstimmung beträgt die Antwortzeit beim Distanzruf 40 ms. Beim Rufen in ruhiger Grundstimmung setzt der Partner nach Beendigung des gesamten Rufes ein (Antwortzeit > 150 ms). Der

---

[1]) Genaue Daten können bei der Verf. eingesehen werden.



0,5
1,0
SEC
WO
MG
WB
WR
ME
KHZ
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
0'5
1'0
1'5
2'0
KHZ
8
6
4
2
WR
ME
SEC
0'5
1'0
2'0

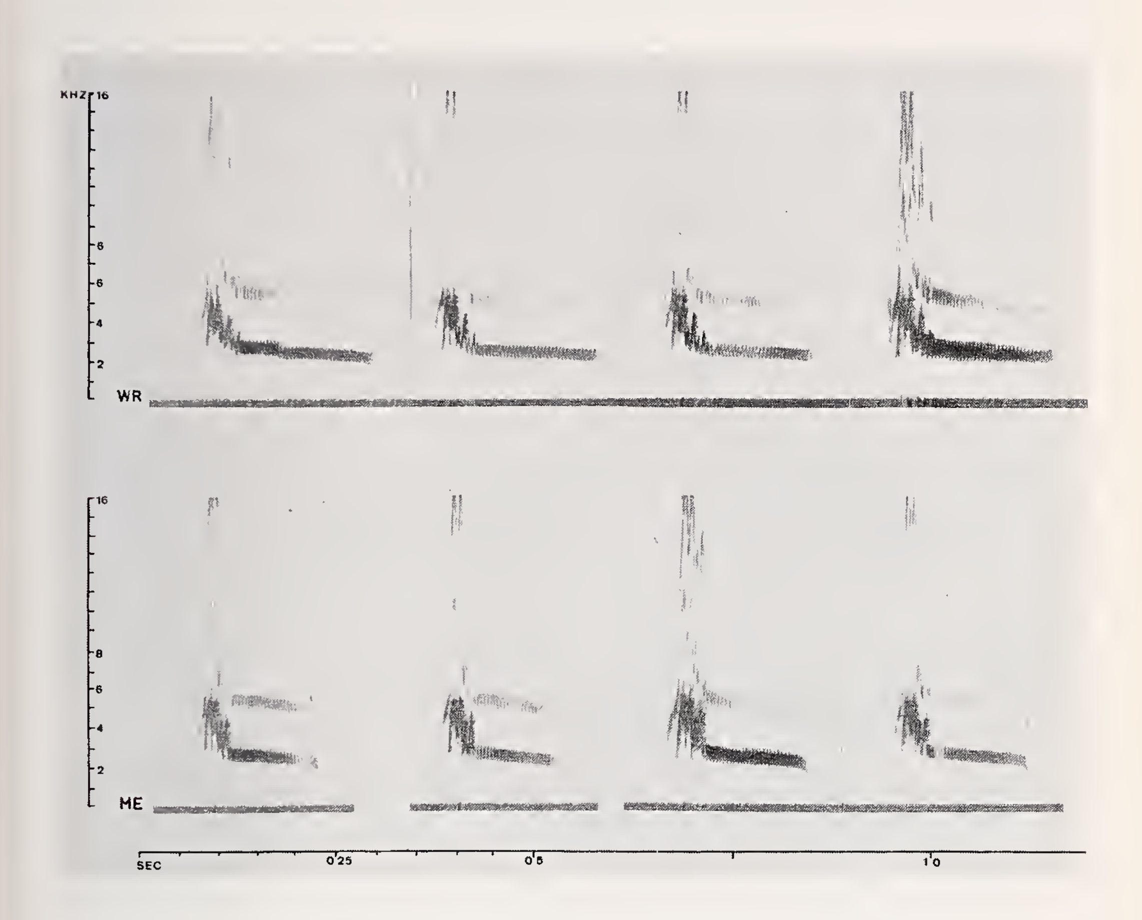


Abb. 10: Fünf verlangsamte Distanzrufe zweier Individuen (8. 3. 1976). Vergl. mit Rufen WR u. ME in Abb. 8.

erste, kurze, getrillerte Teil des Rufes entspricht in seinem Aufbau völlig dem Antwortruf. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch der Antwortruf persönlich erkannt wird, wegen seiner Variationsbreite läßt er sich aber nicht erfassen.

Von mehreren koloniebrütenden Vogelarten ist bekannt, daß sie sich persönlich an der Stimme kennen. Verschiedene *Larus*- und *Sterna*-Arten erkennen sich an

Abb. 8 (Seite 314 oben): Distanzrufe von fünf Individuen (5. 9. 1975). 1. Zeile in Zeitdehnung. 2. Zeile in normaler Geschwindigkeit.

Abb. 9 (Seite 314 unten): Natürliche Ruffolge von Distanzrufen zweier Individuen. (8. 3. 1976)

wenigstens einem Ruf (zus.gef. in Beer 1970). Als Erkennungsmerkmal im „Fischruf" von *Sterna sandvicensis* bezeichnen Hutchison, Stevenson und Thorpe (1967) das Frequenz-Zeit-Muster, die Rufgestalt. Bei Tölpeln *(Sula bassana)* sollen nach White und White (1970) Lautstärkeveränderungen/Zeiteinheit (dargestellt mit dem Amplitudenschreiber) die Erkennungsbasis bilden. Aber nicht nur Koloniebrüter kennen einander an der Stimme: Mundinger (1970) beweist, daß bei amerikanischen und europäischen *Carduelis*-Arten Partner eines Brutpaares oder Schwarmes ihre Flugrufe aneinander angleichen bzw. die des Partners imitieren und sich daran wiedererkennen. Es ist anzunehmen, daß die Fähigkeit Rufe individuell zu kennen viel weiter verbreitet ist, als bisher angenommen wird.

Zusammenhänge zwischen Struktur, Tonlage und Funktion der Rufe

Wegen der Dichte ihres Lebensraumes sind Bartmeisen zeitweilig völlig auf akustische Kommunikation angewiesen. Laute müssen also Informationen über Standort, Stimmung und Tätigkeit des Vogels liefern. Die Möglichkeit, verschiedenen Situationen einen entsprechenden Ruf zuzuordnen, fehlt der Bartmeise. Sie besitzt nur 3 Ruftypen. Dieses einfache Vokabular kann sie aber durch Reihung, Verlagerung im Tonhöhenbereich, Änderung der Rufdauer und Änderung der Zahl von Rufen/Zeiteinheit zu einem informativen Kommunikationssystem ausbauen.

Das Vokabular läßt sich, außer nach der Funktion, nach zwei weiteren Gesichtspunkten ordnen, nach Aufbau und Struktur der Rufe und nach der Frequenzlage.

1. Aufbau und Struktur der Rufe. Es treten 2 Grundformen und eine daraus kombinierte Lautform auf.

a) Gedehnte Laute mit Rufdauer von 40—150 ms und geringem Tonumfang (2,5—3 kHz), dem die Mittenfrequenz entspricht. Die Amplitude ändert sich im Verlauf des Rufes nur unwesentlich. Zu dieser Form gehören Stimmfühlungs-, Drohruf und Schmerzschrei.

b) Kurze Laute von 10–40 ms mit großem Tonumfang (2–8 kHz), deren Mittenfrequenzen z. T. sehr hoch liegen (5–6 kHz) und große Amplitudenschwankungen aufweisen. Antwort-, Lock- und Alarmruf fallen in diese Gruppe.

c) Zusammengesetzte Laute. In diesem Fall sind Kurz- und Langlaute zu einer dritten Form kombiniert: diese Rufe beginnen mit einem kurzen getrillerten, hohen Teil, dem ein tieffrequenter, langer angeschlossen ist. Hierzu gehören Distanz- und Höhenflugruf.

Den zwei Grundformen lassen sich generell zwei Funktionskreise zuordnen: den gedehnten Lauten distanzierende oder distanzbewahrende Wirkung im Nahbereich, den Kurzlauten distanzvermindernde Wirkung. Langlaute drücken auch Bewegungsaktivität aus. Sie sind nicht partnerbezogen, die SN-Rufe werden auch ungerichtet vorgebracht. Im Falle der

Drohrufe ist die distanzvergrößernde Funktion eindeutig (Abweisen von balzenden ♂ durch ihre ♀). Streitigkeiten, d. h. Imponieren und Drohrufen, treten bei Bartmeisen hauptsächlich bei der Nahrungssuche auf, wenn ein Tier die Individualdistanz nicht einhält. Dieses Verhalten sichert jedem Mitglied der Brutsozietät oder des Schwarmes seinen persönlichen Nahrungsbereich. Ein weiterer Hinweis auf die distanzierende Funktion des SN-Rufes ist das Vorhandensein eines zweiten Stimmfühlungsrufes, der jedesmal gerufen wird, sobald ein Tier die Individualdistanz unterschreitet (oder unterschreiten soll).

Kurze Rufe besitzen distanzverringernde und partnerbezogene Wirkung. Sie wirken alarmierend und ortsanzeigend, d. h. sie erregen die Aufmerksamkeit von Tieren in Rufweite, erreichen die Zuwendung zum Rufer und orientieren über dessen Standort.

Die Wirksamkeit dieses Alarmsystems kann ich immer wieder beim Beringen beobachten: hat eine Bartmeise das Japannetz als Hindernis erkannt und laut Alarm geschlagen, ist an dieser Stelle mit keinem guten Fangergebnis mehr zu rechnen. Ruft aber ein gefangenes Individuum mit Distanzrufen seinen Partner, fängt man meist eine größere Gruppe.

Die zusammengesetzten Laute: Distanz- und Höhenflugruf vereinen einen partnerbezogenen, individuell konstanten Kurzteil und den Bewegungsaktivität ausdrückenden Langteil. Änderungen des Langteils zeigen Änderungen der Bewegungsaktivität an (Distanzruf-Höhenflugruf). Eine distanzvergrößernde Wirkung kann ihnen nicht zugeschrieben werden. Sie werden aber nur zur Fernkommunikation gebraucht.

Schwieriger sind die Übergänge der Kontaktrufe ineinander zu bewerten (Abb. 4), da die Situationen, in denen diese Rufe geäußert werden, nicht immer eindeutig sind. Zwischenformen gehen nicht immer in eine „Endform" über, und der Rufer unterbricht nicht immer seine Tätigkeit. Zwischenformen liegen in der Tonhöhe immer über der von SN-Rufen. Anstieg in der Tonhöhe bedeutet bei anderen Rufen (s. u.) steigende Erregung. Übergänge vom SN zum Antwortruf würden dann bedeuten, daß etwas den Vogel zwar leicht, aber nicht ausreichend erregt, um seine Nahrungssuche zu unterbrechen. Übergänge zum Distanzruf deuten zunehmende Abflugbereitschaft an. Solche Zwischenformen sind zum Einstimmen eines Schwarmes sicherlich von größter Bedeutung.

2. Nach der Frequenzlage lassen sich Bartmeisenrufe in 3 Gruppen unterteilen:

a) in tiefe Rufe (Mittenfrequenzen um 2,5 kHz), lautmalerisch dargestellt Rufe mit „ä": SN und Drohruf.

b) Rufe mit weitem Tonumfang (Mittenfrequenzen auch unter 4,5 kHz), Rufe mit „ü": Übergangsformen des SN-Rufes und alle anderen Rufe.

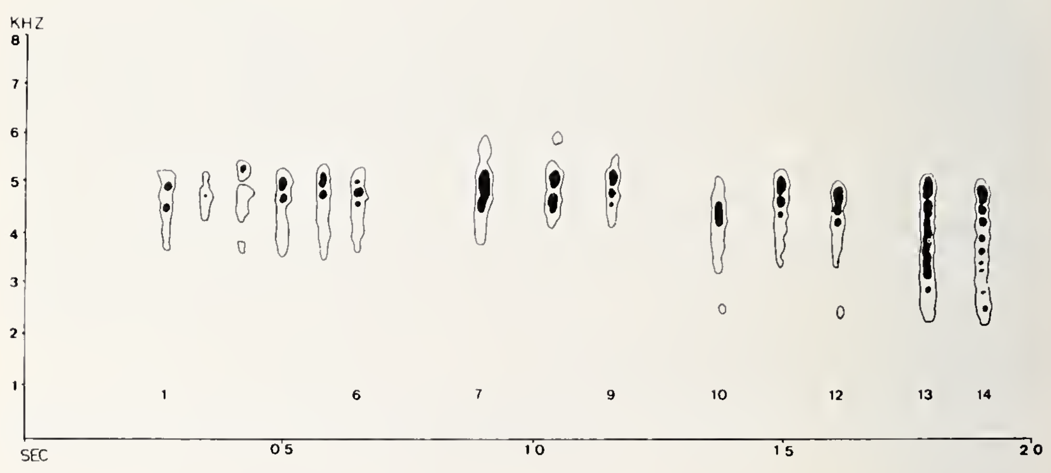


Abb. 11: Alarmrufe verschiedenen Erregungsgrades. 1. Zeile: in großer Erregung, 1–6 und 7–9 aus einer Rufserie. 2. Zeile: Alarm in abklingender Erregung. 10–12 Rufreihe, 13 und 14 Einzelrufe. V einzelner Alarmruf aus einer Rufserie eines erregten Tieres (jeder Zeile entspricht ein anderes Individuum). 3. Zeile: Schematische Darstellung der Verteilung der Frequenzschwerpunkte von Ruf 1–14. Rufabstände verkürzt.

c) Rufe hoher Frequenzlage (Mittenfrequenzen immer über 4 kHz und Schalldruckmaxima konzentriert), Rufe mit „i": Alle Rufe außer dem SN, seinen Zwischenformen und dem Drohruf.

Rufe verschiedener Tonhöhenbereiche werden jeweils von bestimmten Standorten vorgetragen. Tiefe Rufe werden fast nur im untersten Teil des Schilfbestandes geäußert, „ü"-Rufe im unteren und mittleren Teil und „i"-Rufe im obersten Halmbereich und während des Fluges (Abb. 13). Adulte Bartmeisen halten sich zur Nahrungssuche hauptsächlich am Boden oder in der untersten Knickschicht des Schilfgürtels auf. Die Nahrungssuche nimmt

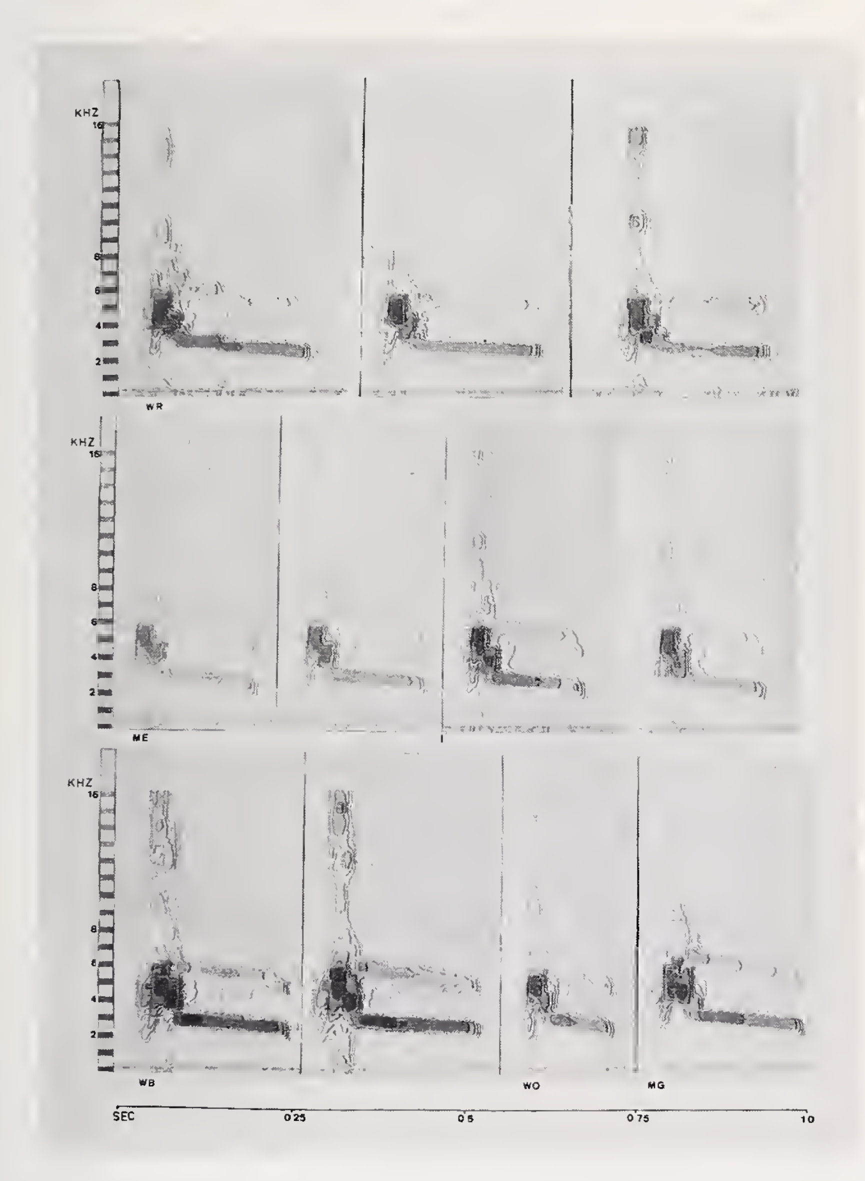


Abb. 12: Intensity Contour Display der Distanzrufe von fünf Individuen. Erklärung im Text.

außerhalb der Brutzeit den größten Teil ihrer Aktivitäten ein (Koenig 1951, van den Elzen 1971). Dementsprechend ist der SN-Ruf der am häufigsten gebrachte Kontaktruf. Auszählungen der Laute eines vierköpfigen Bartmeisenschwarmes in der Voliere ergaben: 14 SN-Rufe pro Individuum/min, 4 Antwortrufe pro Individuum/min, 2 Distanzrufe pro Individuum/min am Vormittag ($\bar{x}$-Werte quantitativer Auszählung von 25 Beobachtungen von jeweils 5 min), SN = 12,5, A = 5, SF = 1,5 mittags und SN = 2, A = 4 und SF = 0 abends.

Die Unterschiede zwischen „i"- und „ü"-Rufen werden erst bei Darstellung des Rufes im Intensity Contour Display sichtbar. Beim Alarmruf z. B. zeigt sich, daß bei Rufen aus Rufreihen (großer Erregungsgrad) die Mittenfrequenzen im oberen Frequenzbereich konzentriert sind (4,5–4 kHz, Abb. 11: 1–12 und V). Diese Rufe klingen für unser Ohr hell und hart. Bei einzeln abgegebenenen Warnrufen in geringer Alarmstimmung werden höhere und tiefere Frequenzbereiche gleichmäßig betont, der Ruf klingt

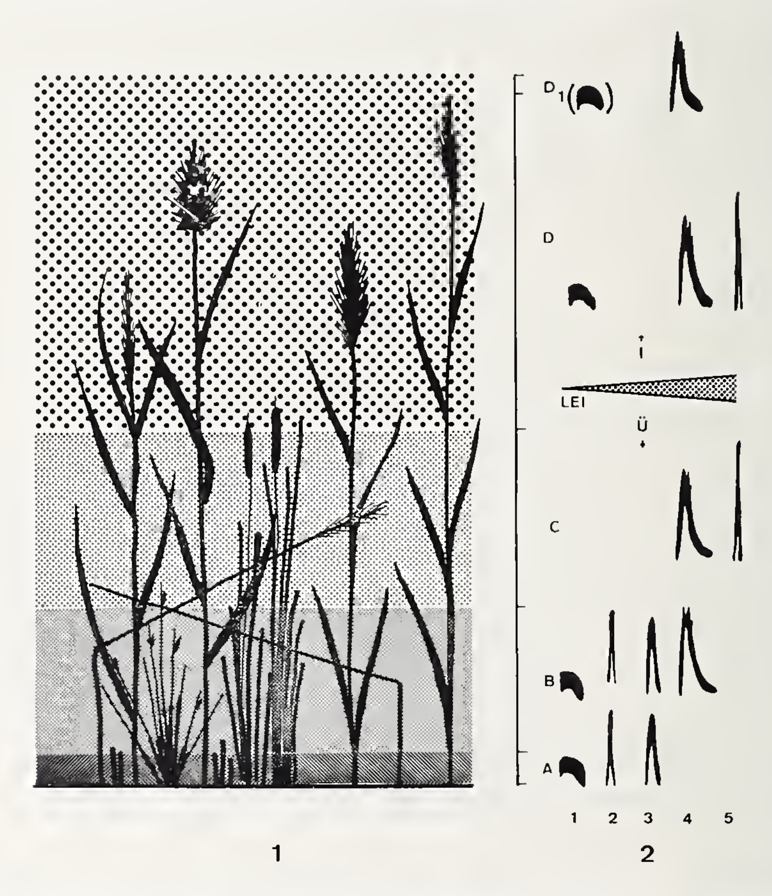


Abb. 13: Rufstandorte (1) und die dort vorgebrachten Rufe (2): A Boden bis Überschwemmungsraum, B Überschwemmungsraum bis unterste Schicht des Blattbereiches, C Halm und Blattbereich, D Bereich der Fruchtstände des *Phragmites,* D_1 Luftraum. 1 Stimmfühlungsruf bei der Nahrungssuche, 2 Lockruf, 3 Antwortruf, 4 Distanzruf, 5 Alarmruf (in der Reihenfolge ihrer Lautstärke).

tiefer und weicher (Abb. 11: 13–14). Dasselbe gilt für den Distanzruf: bei Rufen abflugbereiter und fliegender Individuen liegen die Mittenfrequenzen bei 4,5–6 kHz, bei landenden Tieren sind Schwerpunkte auch im Bereich von 3–4 kHz vorhanden. Die in Abb. 12 vorgelegten Distanzrufe zeigen, daß auch bei Rufen, die unter gleichen Bedingungen abgegeben werden, Verschiebungen im Tonhöhenbereich auftreten. (1. Zeile, WR: der 1. Ruf klingt langezogen „tschüü", bei ihm sind Frequenzschwerpunkte auch unter 4 kHz vorhanden. Der 2. Ruf klingt „tschi" – bei ihm fehlen Betonungen unter 4 kHz. Bei ME klingen die Rufe breit „tschi" (2. Zeile). Bei WB breit und klagend „tschüü", bei WO hell und hart „tsi" (3. Zeile).) Diese unterschiedliche Ausbildung der Betonung einzelner Frequenzabschnitte blieb auch erhalten, wenn die Vögel im Schwarm riefen. Ob sie ebenfalls zu den Merkmalen eines Rufes zählen, die ein persönliches Erkennen ermöglichen und/oder in Zusammenhang mit der Rangordnung im Schwarm stehen, ist vorerst noch ungeklärt.

Die sehr ähnlich gebauten alarmierenden Antwort-, Lock- und Warnrufe unterscheiden sich außer in der Lautstärke und der Ruflänge noch durch die Verschiedenheit der Wiederholungsrate voneinander. Der Antwortruf wird einzeln oder in nicht konstanten Abständen geäußert. Warnrufserien sind nie schneller als 5 (1–5) Rufe/s und Lockrufe werden in Reihen von 5–15/s gerufen. Schnellere Reihung bedeutet immer stärkere Erregung des Rufenden.

Der einfache Code einer begrenzten Anzahl von Rufen kann durch Kombination aller Möglichkeiten, die Stimmungwechsel anzeigen, zu einem weiten Informationssystem ausgebaut werden.

Zusammenfassung

Das Vokabular adulter Bartmeisen besteht aus 8 Rufen und der Gesangsstrophe. 3 Kontaktrufe (2 Stimmfühlungs-, ein Distanzruf), Drohruf, Höhenflugruf, Lockruf, Alarmruf und Angstschrei treten auf. Ihre Struktur und die Situationen, in denen sie gerufen werden, sind beschrieben.

Der Gesang hat teilweise die Funktion eines Stimmfühlungsrufes übernommen.

Das Vokabular der Nestlinge beschränkt sich auf einen Kontaktruf und den Bettelruf. Bettelrufe treten auch beim Nestbau und als Kopulationsruf auf.

Bartmeisen können ihre eigenen Distanzrufe von denen anderer Tiere unterscheiden. Sonagramme von Rufen verschiedener Individuen unterscheiden sich signifikant in der Dauer des getrillerten Anfangsteiles und in der Ausbildung seines Frequenzverlaufes voneinander.

Die 8 Rufe lassen sich ihrem Aufbau nach in Kurzlaute mit partnerbezogener und distanzverringernder und gedehnte Laute mit distanzierender Wirkung, die Bewegungsdrang anzeigen, unterteilen. Höhenflugruf und Distanzruf sind aus beiden Formen zusammengesetzt.

Durch Übergangsformen der Kontaktrufe ineinander können Bartmeisen Stimmungsänderungen ausdrücken. Verlagerungen der Frequenzschwerpunkte in höhere Bereiche zeigen steigende Erregung an, ebenso schnellere Reihung der Rufe.

Résumé

Le répertoire acoustique des mésanges à moustaches adultes consiste de 8 cris et du chant.

Les cris suivants : de contact (3 : 2 personnalisation, 1 à distance), d'aggression, de vol (HF), d'appel, d'alarme et de détresse, sont distingués. Leur structure et les situations dans lesquelles ils sont utilisés sont décrits.

Le chant fonctionne partiellement comme cri de contact.

Le répertoire des jeunes se limite au cri de contact et au cri d'appel à la nourriture. Ces cris d'appel sont utilisés par les adultes aussi au cours de la période de reproduction (construction du nid, accouplement).

Les mésanges à moustaches peuvent distinguer les cris de contact à distance des différents individus. Les sonagrammes des cris de différents oiseaux montrent une différence marquée dans la durée du début trillé et la formation de la fréquence.

Les 8 cris peuvent être divisés selon leur composition en cris courts servants à maintenir le contact avec un partenaire (rapprochement) et un cri à durée plus longue transmettant le désir de mouvement (éloignement). Le cri de vol (HF) et le cri à distance se composent de ces deux types.

En utilisant des formes de transition des cris de contact les mésanges à moustaches sont capables d'indiquer des changements de disposition. L'augmentation de la fréquence et la suite plus rapide des cris montrent une exitation croissante.

Literaturverzeichnis

Beer, C. G. (1970): Individual Recognition of Voice in the Social Behavior of Birds. Adv. Study Behav. 3: 27–74.

Christoleit, E. (1925): Weiteres von der Bartmeise in Ostpreußen. J. Orn. 73: 417–439.

Elzen, R. van den (1971): Nahrung und Nahrungserwerb der Bartmeise *(Panurus biarmicus)*. Diss. Phil. Fak., Wien.

— (1974): Zur Balz der Bartmeise *(Panurus biarmicus)* in Gefangenschaft. J. Orn. 115: 86–90.

— (1977): Paarzusammenhalt bei der Bartmeise. Vogelwarte 29.

Feindt, P., und K. Jung (1968): Bartmeisen-Einblicke in ihr verborgenes Leben. Z. Mus. Hildesheim NF. 20: 1–75.

Hutchison, R. E., J. G. Stevenson und W. H. Thorpe (1968): The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern *(Sterna sandvicensis)*. Behav. 32: 150–157.

Immelmann, K. (1968): Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges. J. Orn. 109: 284–299.

Koenig, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise. Österr. Z. Zool. 3: 1—82, 247–325.

Marler, P. (1961): in Thorpe, W. H. (ed): Bird-song. Cambr. Univ. Press.

Mundinger, P. C. (1970): Vocal Imitation and Individual Recognition of Finch Calls. Science 168: 480–482.

Seitz, A. (1943): Ein Beitrag zur Singvogelwelt des Neusiedlersees: Die Brutvögel der Sumpflandschaft. Beitr. Fortpfl. biol. Vögel 19: 1–9.

Spitzer, G., und R. Wichtl (1970): Vorläufige Untersuchungen zum Gesang der Bartmeise *(Panurus biarmicus)*. J. Orn. 111: 362–366.

Stadler, H. (1953): Die Stimme der Bartmeise *(Panurus biarmicus)*. Orn. Mitt. 5: 231.

Thielcke, G. (1970): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Vogelwarte 25: 204–229.

White, S. J., und R. E. C. White (1970): Individual Voice Production in Gannets. Behav. 37: 40–54.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Renate van den Elzen, Zool. Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150–164, D 5300 Bonn.